ChinaXiv合作期刊

chinaXiv:202106.00024v1

浙江东白山次生针阔混交林群落组成及结构动态

李桥[1]，范清平[1]，唐战胜[1,2]，孟杰[3]，张敏德[4]，王云泉[1]，李铭红[5]，仲磊[6]，陈建华[1*]

（1. 浙江师范大学 化学与生命科学学院，浙江 金华 321004；2. 浙江九龙山国家级自然保护区管理中心，浙江 遂昌 323300；3. 诸暨东白山省级自然保护区管理站，浙江 诸暨 311800；4. 诸暨市陈蔡水库林场，浙江 诸暨 311818；5. 浙江师范大学行知学院，浙江 兰溪 321100；6. 浙江大学 生命科学学院，杭州 310058）

摘要：次生针阔混交林是亚热带地区常见的森林类型，研究次生针阔混交林群落的演替特征及其更新规律，将为本地区植被恢复及森林经营管理提供重要依据。该文基于东白山次生针阔混交林 1 hm^2 固定样地 2013 和 2018 年两次调查数据，从木本植物组成、群落物种多样性、物种重要值、径级结构等方面，分析了东白山次生针阔混交林群落组成和结构的动态变化。结果表明：（1）2013—2018 年间，群落内物种数和植株数均呈显著下降（P<0.05）；（2）样地内 DBH≥1 cm 的个体死亡 1 505 株，年均死亡率 6.40%，新增个体 71 株，年均补员率 0.35%；（3）群落物种多样性指数均呈显著下降（P<0.05），其中 Margalef 丰富度指数下降最多，降低了 25.03%，Shannon-Wiener 指数降低了 11.88%；（4）林冠层中常绿阔叶树种的优势地位在进一步加强，而针叶树种的优势度在逐渐下降；（5）5 年间，大、中径级的个体比例逐渐增加，小径级植株的存活个体比例逐渐下降。本研究表明，2013—2018 年间，东白山次生针阔混交林群落组成和结构总体发生了较为显著的动态变化，群落处于次生针阔混交林向常绿阔叶林快速演替阶段。

关键词：东白山，次生针阔混交林，群落动态，死亡率和补员率，径级结构

中图分类号：Q948.1　　　　**文献标识码：**A

Dynamics of community composition and structure of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan, Zhejiang Province

LI Qiao[1], FAN Qingping[1], TANG Zhansheng[1,2], MENG Jie[3], ZHANG Minde[4], WANG Yunquan[1], LI Minghong[5], ZHONG Lei[6], CHEN Jianhua[1*]

（1. *College of Chemistry and Life Sciences, Zhejiang Normal University*, Jinghua 321004, Zhejiang, China; 2. *Management Center of Zhejiang Jiulongshan National Nature Reserve*, Suichang 323300, Zhejiang, China; 3. *Zhuji Dongbaishan Provincial Nature Reserve Administration Station*, Zhuji 311800, Zhejiang, China; 4. *Chencai Reservoir Forest Farm*, Zhuji 311818, Zhejiang, China; 5. *Xingzhi College Zhejiang Normal University*, Lanxi 321100, Zhejiang, China; 6. *College of Life Sciences, Zhejiang University*, Hangzhou 310058, China）

Abstract: Secondary coniferous and broad-leaved mixed forests is very common in subtropical regions. Studying the community succession characteristics and regeneration rules of the secondary coniferous and broad-leaved mixed forests will provide a scientific basis for vegetation restoration and forest management in this area. Using two datasets (2013 and 2018) from a

---

基金项目：浙江省财政厅、浙江省环保厅项目；诸暨东白山省级自然保护区管理处合作项目(KYH06Y17254) [Supported by Zhejiang Provincial Department of Finance and Zhejiang Provincial Department of Environmental Protection Program; Zhuji Dongbaishan Provincial Nature Reserve Administration Station Cooperation Program(KYH06Y17254)]。

作者简介：李桥（1996-），硕士研究生，研究方向为植物资源与多样性，（E-mail）liqiao@zjnu.edu.cn。

***通信作者：**陈建华，博士，教授，研究方向为植物资源与多样性，（E-mail）sky78@zjnu.cn。

permanent 1 hm^2 secondary coniferous and broad-leaved mixed forest plot in DBS, we analyzed the dynamics changes of tree species composition, community species diversity, species important values, and size class structure and so on. The results were as follows: (1) Species richness and individual numbers were significantly reduced in the community during 2013-2018 ($P<0.05$); (2) In the plot, 1 505 individuals DBH≥1 cm died, with an average annual mortality rate of 6.40%, and 71 new individuals recruited, with an average annual recruitment rate of 0.35%; (3) The community species diversity indexes declined significantly ($P<0.05$), of which Margalef richness index changed greatly, decreased by 25.03%, and Shannon-Wiener index decreased by 11.88%; (4) The dominant position of evergreen broad-leaved tree species were strengthening, while coniferous tree species were gradually reduced; (5) During the five years, the proportion of large and medium size class plants gradually increased, while the proportion of small size class plants gradually decreased. In general, the species composition and structure dynamics of the secondary coniferous and broad-leaved mixed forest community in DBS changed significantly during 2013-2018. The community is in a rapid succession stage from secondary coniferous and broad-leaved mixed forest to evergreen broad-leaved forest.

Key words: Dongbaishan (DBS), secondary coniferous and broad-leaved mixed forest, community dynamics, mortality and recruitment, size class structure

群落动态是森林生态学研究的热点问题之一(Rees et al., 2001) ，森林群落动态主要涉及植物群落的形成、变化、演替及演化等（王伯荪，1987）。物种组成和群落结构是森林群落的重要组成部分，了解群落结构动态变化对理解生物多样性格局变化以及生态系统的形成和维持机制具有重要意义（Fardusi et al., 2018）。近年来，国内外生态学家利用长期动态监测样地(固定样地)开展了大量森林群落组成和结构等的相关研究，具体涉及群落的物种组成、个体密度、径级结构和垂直结构等方面(祝燕等，2008；Anderson et al., 2015；邹顺等，2018；宋庆丰等，2020)。基于固定样地的群落结构动态研究中，研究区域主要集中在热带雨林(胡跃华等，2010；Feeley et al., 2011）、亚热带常绿阔叶林（金毅等，2015）、温带常绿阔叶林（Miura et al., 2001）等。由于人类活动的长期干扰等历史原因，我国现存森林的植被中近一半是次生林，次生林是现有森林资源的主体（吴征镒，1980；朱教君，2002）。但基于固定样地的亚热带次生针阔混交林的群落动态鲜有报道，仅有少数研究关注了温带次生针阔混交林（李建等，2020）。

次生针阔混交林是亚热带地区常见的森林类型，是亚热带常绿阔叶林植被恢复过程中的重要阶段，起着“承前启后”的过渡作用（陈金磊等，2019）。次生针阔叶混交林的研究对丰富生物多样性研究的内容和植被恢复具有重要意义（胡正华等，2008）。东白山区属于中亚热带常绿阔叶林地带北部亚地带的浙闽山丘甜槠木荷林区(吴征镒，1980)。王云泉等(2015）在固定样地调查的基础上，对东白山的针阔混交林群落结构及物种多样性现状进行了具体分析，但东白山区针阔混交林的群落动态一直未见报道。

2013 年，参照中国森林生物多样性监测网络（CForBio）的建设标准（马克平，2008），在东白山省级自然保护区龙船坞建立了 1 公顷(hm^2)木荷（*Schima superba*）-马尾松（*Pinus massoniana*）次生针阔混交林长期动态监测样地。本文以东白山龙船坞 1 hm^2 固定样地为研究对象，在 1 hm^2 植物群落水平上，通过对 2013 年和 2018 年野外调查数据的具体分析，试图发现：（1）2013 年和 2018 年东白山次生针阔混交林的物种组成和群落物种多样性有何具体变化？（2）5 年间不同垂直结构重要值的变化规律是怎样的？（3）5 年间存活个体和死亡个体的径级结构的又是怎样变化的？本研究有助于理解东白山次生针阔混交林群落的演替特征及其更新规律，将为本地区植被恢复及森林经营管理提供科学依据。

chinaXiv:202106.00024v1

chinaXiv:202106.00024v1

1　材料与方法

1.1 研究区概况

东白山省级自然保护区（120°22′45″—120°30′48″ E，290°30′4″—290°30′48″ N）位于浙江省诸暨、嵊州和东阳3市交界处，总面积5 071.5 hm^2，主峰太白尖海拔1 194.6 m。区内物种丰富，有维管植物共计179科749属1 530种，国家一、二级重点保护野生植物8种，其中香榧古树1.2万株，是香榧种质资源保护库（任钦良等，2007）。

东白山气候属中北亚热带季风气候过渡带，四季分明，雨量充沛。东白山年均气温仅为11.7℃；年均降水量 1 541.4 mm，月际变化大，全年降雨量呈双峰型，4—6 月和 8、9 月多雨；年无霜期 233 d，年际间变化很大，最长的达 260 d，最短不足 220 d；区内主要土壤类型有红壤、黄壤、石灰岩土等 5 种（孙善松等，2008）。

1.2 样地设置

参照 CForBio 的建设标准，2013 年在东白山自然保护区龙船坞区域建立了 1 hm^2 的固定动态监测样地(120°23′35.69″—120°23′40.63″ E，290°23′40.63″—290°23′40.63″ N)。龙船坞 1 hm^2 样地为长宽各 100 m（投影距离）的正方形；最低海拔 135 m，最高海拔 157 m，最大高度差 22 m；最小坡度 8°，最大坡度 62°，平均坡度 34°。2013 年，对样地内所有胸径（DBH）≥1 cm 的木本植物进行定位、鉴定和挂牌，并调查记录树种名称、胸径、树长、树高、冠幅、坐标等信息，以便进行永久监测。2018 年，在省环保厅等部门的统一组织下进行了第一次复查，监测记录所有挂牌植株的相关指标和存活状态，对新增的 DBH≥1 cm 的个体（补员个体）测量胸径、鉴定物种、挂牌并记录坐标。

1.3 数据统计与分析

以 2013 和 2018 年两次调查获得的野外数据为基础，分析群落内所有 DBH≥1 cm 的木本植物的物种及个体数量、物种多样性、重要值和径级结构等的变化情况(Mori et al., 1983；Condit et al., 1992；Levesque et al., 2011)。

稀有种：每 hm^2 个体数仅为 1 株的物种；偶见种：每 hm^2 个体数为 2~10 株的物种（Hubell & Foster, 1986；He et al., 1997）。

通过计算各物种在不同径级的年均死亡率(M)和年均补员率(R)，比较物种间的差异：$M = (\ln N_0 - \ln S_t)/T$；$R = (\ln N_t - \ln S_t)/T$。式中：$N_0$代表2013年调查时某物种的个体数；$S_t$是该种群在2013年调查时某物种的存活个体数；$N_t$代表2018年调查时某物种的个体数；$T$为两次调查时间间隔（Condit, 1999）。

采用马克平和刘玉明（1994）的物种多样性指数计算方法：Margalef 丰富度指数（R）：$R=(S-1)/\ln N$；Shannon-Wiener 多样性指数（H）：$H=-\sum P_i \log_2 P_i$；Simpson 多样性指数（D）：$D=1-\sum P_i^2$；Pielou 均匀度指数（J）：$J=H/\ln S$。式中：S 为群落物种数；N 为群落内总个体数；$P_i = N_i / N$；N_i 为第 i 个种类的个体数。

参照吴征镒在《中国植被》中对乔灌层的划分（吴征镒，1980），具体划分本群落的垂直结构为林冠层（≥8 m）、亚乔木层（>5 m，<8 m）及灌木层（≤5 m）。

参考有关种群的径级划分方法（Zhu et al., 2009；丁文勇等，2014），然后根据调查的实际情况，把样地林木径级划分为 7 个等级：径级 I（1 cm≤DBH<5 cm）、径级 II（5 cm≤DBH<10cm）、径级 III（10 cm≤DBH<15 cm）、径级 IV（15 cm≤DBH<20 cm）、径级 V（20 cm≤DBH<25 cm）、径级 VI（25 cm≤DBH<30 cm）和径级 VII（DBH≥30cm）。将 DBH <5 cm 定为小径级；5 cm≤DBH<20 cm 定为中径级；DBH≥20 cm 定为大径级。

采用 Excel 2016 和 Origin 2019b 进行数据分析与绘图。采用 25 个 20 m × 20 m 样方内 2013—2018 年间的物种数、植株数和群落物种多样性作为变量-样方矩阵，在 Origin 2019b 中进行 t-test 检验 5 年间的差异性。

ChinaXiv合作期刊

chinaXiv:202106.00024v1

2 结果与分析

2.1 物种组成及数量变化

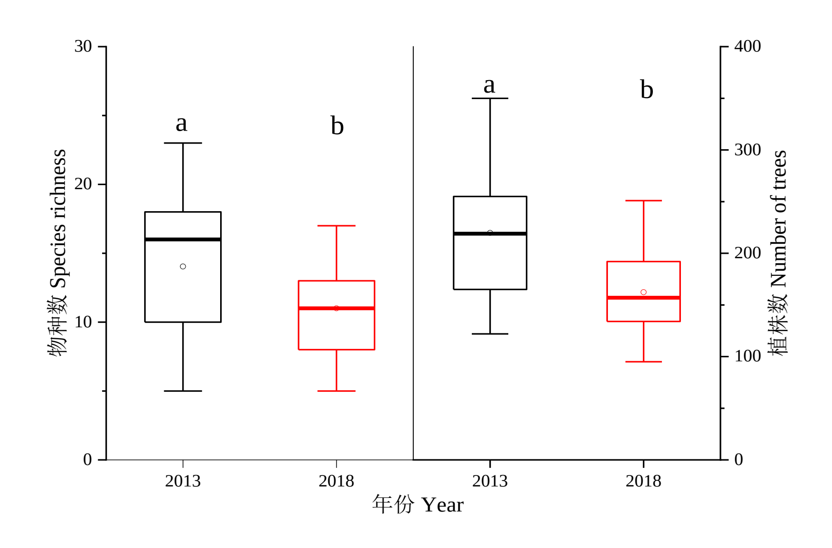
2013—2018 年，群落的物种组成和个体数量发生了较大的变化（表 1）。2018 年有木本植物 35 种，隶属于 17 科 28 属，和 2013 年相比，5 年间减少了 6 科 10 属 13 种，减少的均为稀有或偶见种，其中红枝柴（*Meliosma oldhamii*）、甜槠（*Castanopsis eyrei*）、豆腐柴（*Premna microphylla*）等 8 个为稀有种，野漆树（*Toxicodendron succedaneum*）、山鸡椒（*Litsea cubeba*）、冬青（*Ilex chinensis*）等 5 个为偶见种。

5 年间样地内木本植物个体从 5 493 株减少到 4 059 株，植株总数减少了 1 434 株，降幅达 26.11%。此外，新增了 71 株 DBH≥1 cm 的补员个体，占 2018 年木本植物个体总数的 1.75%，年均补员率为 0.35%；死亡个体 1 505 株，占 2013 年样地内木本植物个体总数的 27.38%，年均死亡率达 6.40%（表 1）。样地内大多数物种的新增个体数远小于死亡个体数（表 2）。物种数和植株数在两次调查期间差异显著（图 1），2013 年的物种数和植株数均显著高于 2018 年（P<0.05）。

表 1 东白山次生针阔混交林 2013—2018 年群落特征变化概况

Table 1 Community dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013-2018

变量 Variable	2013	2018
物种数 Species richness	48	35
植株数 Number of trees	5 493	4 059
补员数 Number of recruitment	—	71
死亡数 Number of mortality	—	1 505
年均补员率 Annual recruitment (%)	—	0.35
年均死亡率 Annual mortality (%)	—	6.40
胸高断面积 Basal area ($m^2 \cdot hm^{-2}$)	41.09	43.87



不同字母表示差异显著（P<0.05），字母相同表示差异不显著（P>0.05）。

The different letters indicate significant differences (P<0.05), the same letters indicate no significant differences (P >0.05).

图 1 东白山次生针阔混交林 2013—2018 年物种和植株数变化

Fig.1 Changes in species and number of trees of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013-2018

表 2 东白山次生针阔混交林 2013—2018 年木本植物多度变化、死亡数和新增量

Table2 Abundance variation, death number and recruitment number of woody species in

ChinaXiv合作期刊

secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013-2018

物种 Species	多度 Abundance 2013	多度 Abundance 2018	多度变化 Abundance variation	死亡数 Death number	新增量 Recruit number
木荷 *Schima superba*	2 727	2 221	-506	517	11
马尾松 *Pinus massoniana*	1 132	801	-331	334	3
石栎 *Lithocarpus glaber*	526	336	-190	197	7
隔药柃 *Eurya muricata*	242	248	+6	18	24
苦槠 *Castanopsis sclerophylla*	145	51	-94	94	0
檵木 *Loropetalum chinense*	144	43	-101	102	1
马银花 *Rhododendron ovatum*	130	112	-18	24	6
山矾 *Symplocos sumuntia*	81	79	-2	15	13
乌饭 *Vaccinium mandarinorum*	44	3	-41	41	0
栀子 *Gardenia jasminoides*	32	34	+2	3	5
锥栗 *Castanea henryi*	20	9	-11	11	0
杨梅 *Myrica rubra*	27	17	-10	10	0
山合欢 *Albizia kalkora*	21	7	-14	14	0
杉木 *Cunninghamia lanceolata*	17	10	-7	7	0
短柄枹 *Quercus serrata*	16	11	-5	5	0
白栎 *Quercus fabri*	16	2	-14	14	0
映山红 *Rhododendron simsii*	20	5	-15	15	0
垂珠花 *Styrax dasyanthus*	18	6	-12	12	0
乌药 *Lindera aggregata*	15	2	-13	13	0
石斑木 *Rhaphiolepis indica*	15	10	-5	5	0
茅栗 *Castanea seguinii*	11	5	-6	6	0
枫香 *Liquidambar formosana*	11	8	-3	3	0
枪刀竹 *Phyllostachys nidularia*	10	5	-5	5	0
檫木 *Sassafras tzumu*	6	5	-1	1	0
江南越橘 *Vaccinium mandarinorum*	9	3	-6	6	0
郁香野茉莉 *Styrax odoratissimus*	5	4	-1	1	0
毛花连蕊茶 *Camellia fraterna*	8	7	-1	2	1
青皮木 *Schoepfia jasminodora*	4	1	-3	3	0
野柿 *Diospyros kaki* var. *silvestris*	5	5	0	0	0
黄檀 *Dalbergia hupeana*	4	2	-2	2	0
野漆树 *Toxicodendron succedaneum*	4	0	-4	4	0
苦竹 *Pleioblastus amarus*	4	1	-3	3	0
浙江柿 *Diospyros japonica*	3	3	0	0	0
铁冬青 *Ilex rotunda*	3	1	-2	2	0
香冬青 *I. suaveolens*	2	0	-2	2	0
白檀 *Symplocos paniculata*	2	0	-2	2	0
青冈 *Cyclobalanopsis glauca*	1	1	0	0	0
山鸡椒 *Litsea cubeba*	2	0	-2	2	0
冬青 *Ilex chinensis*	2	0	-2	2	0
刺柏 *Juniperus formosana*	1	0	-1	1	0
红枝柴 *Meliosma oldhamii*	1	0	-1	1	0
甜槠 *Castanopsis eyrei*	1	0	-1	1	0
板栗 *Castanea mollissima*	1	0	-1	1	0
小叶石楠 *Photinia parvifolia*	1	0	-1	1	0
枸杞 *Lycium chinense*	1	0	-1	1	0
山胡椒 *Lindera glauca*	1	1	0	0	0
宜昌荚蒾 *Viburnum erosum*	1	0	-1	1	0
豆腐柴 *Premna microphylla*	1	0	-1	1	0
总计 Total	5 493	4 059	-1 434	1 505	71

2.2 群落物种多样性变化

从群落物种多样性的指标看（表 3）：5 年间 Margalef 丰富度指数的变化较大，降低了

chinaXiv:202106.00024v1

chinaXiv:202106.00024v1

3.145，下降率达 25.03%；Shannon-Wiener 指数降低 0.21，下降率达 11.88%；Simpson 指数以及 Pielou 均匀度指数下降率也分别达 6.74%和 4.16%。四种群落物种多样性指数均显著下降（*P*<0.05）。

表 3 东白山次生针阔混交林 2013—2018 年群落物种多样性变化
Table 3 Changes in community species diversity of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013-2018

年份 Year	Margalef 丰富度指数 Margalef index	Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	Simpson 指数 Simpson index	Pielou 均匀度指数 Pielou index
2013	12.567	1.768	0.697	0.457
2018	9.422	1.558	0.650	0.438

2.3 群落各垂直结构重要值动态变化

对群落内各林层树种的重要值进行分析（表 4），发现 5 年间林冠层中常绿阔叶树种的重要值增加了 6.41%，达 63.73%，针叶树种重要值降低了 5.7%，为 33.82%。林冠层中木荷、马尾松、石栎（*Lithocarpus glaber*）、苦槠（*Castanopsis sclerophylla*）和锥栗（*Castanea henryi*）的重要值仍占据前 5 位，大小排序不变，但优势种木荷和马尾松的重要值变化较大，其中木荷重要值增加了 6.81%，马尾松降低了 5.42%。亚乔木层和灌木层中木荷、石栎、隔药柃（*Eurya muricata*）等常绿阔叶树种仍占主导地位，马尾松的重要值逐渐减少。总体而言，5 年间样地各垂直结构中常绿阔叶树种的重要值在稳步增加，优势地位进一步加强，而针叶树种（马尾松等）的重要值在逐渐减弱。

从不同垂直结构的植株数量变化看，林冠层中马尾松和木荷的死亡个体最多，分别达 311 株和 76 株，石栎排名第三，死亡 73 株，这 3 个树种的死亡量占死亡总数的 30.56%。此外，亚乔木层死亡最多的物种为木荷，死亡了 141 株，其次为石栎和苦槠，分别死亡 43 株和 26 株；灌木层中死亡个体数最多的物种为木荷、檵木（*Loropetalum chinense*）和石栎，分别达 301 株、94 株和 80 株。

表 4 东白山次生针阔混交林 2013—2018 年不同垂直结构主要树种的重要值变化
Table 4 Changes in importance value of the most abundant tree species with different vertical structures in secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan during 2013-2018

层次 Layer	物种名 Species	生活型 Life form	2013 重要值 Importance value	2013 重要值排序 Importance value order	2018 重要值 Importance value	2018 重要值排序 Importance value order
林冠层 Canopy layer	木荷 *Schima superba*	E	41.91	1	48.72	1
	马尾松 *Pinus massoniana*	E	39.02	2	33.60	2
	石栎 *Lithocarpus glaber*	E	13.62	3	12.87	3
	苦槠 *Castanopsis sclerophylla*	E	1.66	4	1.71	4
	锥栗 *Castanea henryi*	D	0.88	5	0.48	5
亚乔木层 Subtree layer	木荷 *Schima superba*	E	68.83	1	64.37	1
	石栎 *Lithocarpus glaber*	E	11.92	2	11.36	2
	苦槠 *Castanopsis sclerophylla*	E	5.42	3	5.13	3
	马尾松 *Pinus massoniana*	E	3.57	4	2.04	6
	檵木 *Loropetalum chinense*	E	1.90	5	3.49	4

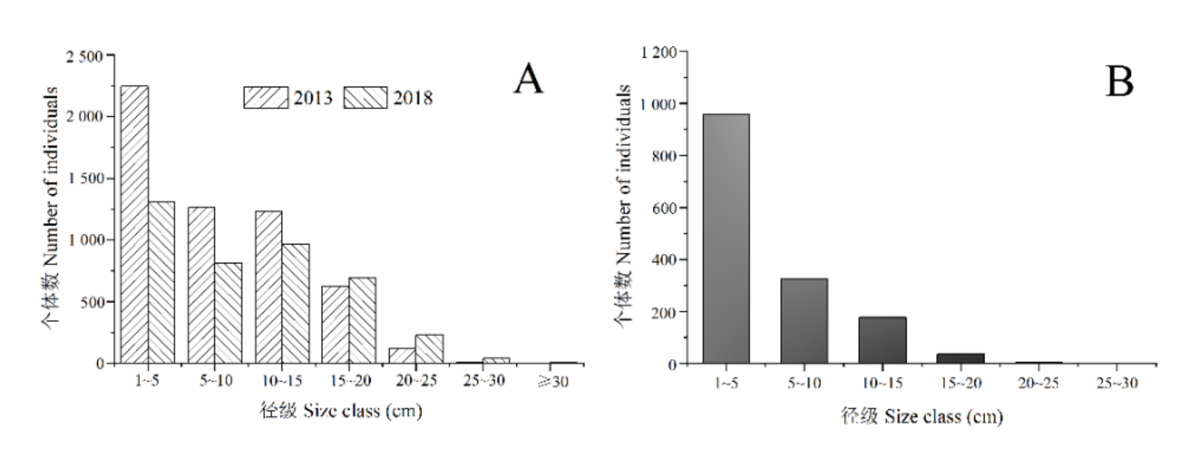
灌木层	木荷 *Schima superba*	E	41.45	1	27.16	1
Shrub	隔药柃 *Eurya muricata*	E	12.38	2	17.60	2
layer	石栎 *Lithocarpus glaber*	E	6.67	3	3.58	8
	檵木 *Loropetalum chinense*	E	6.52	4	4.55	6
	马银花 *Rhododendron ovatum*	E	6.09	5	9.07	3

注：**E.** 常绿；**D.** 落叶。
Note: **E.** Evergreen; **D.** Deciduous.

2.4 群落径级结构动态变化

2013—2018 年间，东白山次生针阔混交林群落中存活个体的径级分布变化较大，小径级（1≤DBH<5 cm）和中径级（5≤DBH<20 cm）的个体数减少较多，分别减少了 938 和 640 株，大径级（DBH≥20 cm）个体数则增加了 144 株（图 2：A）。2013 年样地内 DBH≥1 cm 的物种共 5 493 株，最大胸径为 29.1 cm，平均胸径 8.31 cm；2018 年样地内 DBH≥1 cm 的物种共 4 059 株，最大胸径为 33.7 cm，平均胸径 9.73 cm。5 年间，群落中最大胸径值和平均胸径值都呈现增大趋势。从不同径级的个体数量看，2013 年，大、中、小径级的个体数分别占总个体数的 2.38%、56.75%和 40.87%；2018 年复查结果显示大、中、小径级的个体数分别占总个体数的 6.78%、61.02%和 32.20%。5 年间大、中径级个体比例在逐渐增加，小径级个体比例在逐渐下降。

从不同径级死亡个体的情况看，5年间样地内死亡个体的径级分布呈倒“J”型（图2：B）。不同径级的死亡个体数表现出较大差异，大、中、小径级的死亡个体数分别为5、541和959。死亡个体主要集中分布于小径级植株，占死亡总数的63.72%，随着径级的增大，死亡个体逐渐变少。总体而言，大径级个体死亡较少，小径级个体死亡较多。



A. 存活个体；**B.** 死亡个体。
A. Surviving individuals; **B.** Dead individuals.

图2 东白山次生针阔混交林群落径级结构
Fig. 2 Size class distribution of surviving individuals in secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Dongbaishan

3 讨论与结论

研究表明，2013—2018 年东白山样地物种数和植株数显著下降。减少的 13 个物种主要为稀有种和偶见种，这可能是由于稀有物种的适合度较低且负密度制约效应较为明显，在样地中竞争力较弱，从而更容易被竞争排除（Comita et al., 2010；Wang et al., 2020）。除此之外，年际间的环境波动也会直接或间接影响物种多样性(Chen et al., 2019)。另一方面，5 年间群落优势物种组成基本不变，这与 Ayyappan & Parthasarathy（2004）、葛结林等（2012）的研究结论一致，可能和样地中优势物种总体更新良好有关（Liu et al., 2018）。5 年间，植株总数减少了 1 434 株，降幅达 26.11%，平均死亡 301 株 • hm^{-2} • yr^{-1}，年均死亡率远高于

chinaXiv:202106.00024v1

ChinaXiv合作期刊

chinaXiv:202106.00024v1

纬度相近的古田山亚热带常绿阔叶林（汪殷华等，2011）。这可能与两地群落类型及演替阶段不同有关，相较于古田山，东白山森林群落的林龄较小，群落内种群密度较大，容易引起自疏或他疏现象（Lu et al., 2021）。东白山样地物种组成及数量变化提示，5 年间该样地处于较高强度的动态变化中，物种间的相互作用较为剧烈。

5 年间东白山次生针阔混交林的群落物种多样性指数均呈显著下降，和武夷山甜槠常绿阔叶林 Margalef 丰富度指数、Shannon-Wiener 指数增高的结论不同（丁晖等，2018），这可能与两地群落的发育阶段及环境因素的不同有关。此外，Simpson 指数的降低表明群落的生态优势度在增大，群落中的优势种地位在进一步加强；Pielou 均匀度指数的降低，表明群落均匀度在下降，即各物种个体数量的差异变大，一定程度上反映了本群落的优势种（木荷等）的优势度在 5 年间有所增强（丁晖等，2015）。结合袁金凤等（2011）对浙江省马尾松针叶林−马尾松针阔混交林等基于空间代替时间的研究结果，推断东白山样地物种多样性指数的降低可能是群落演替过程中的阶段性下降，暗示随着现有的针阔混交林向常绿阔叶林方向的不断演替，不久的将来东白山样地的物种多样性将可能会逐渐反弹上升。

通过对群落内各林层的优势树种的重要值进行分析，发现东白山样地林冠层优势树种虽然基本稳定，但其中的优势种木荷和马尾松的重要值变化较大，林冠层木荷等常绿阔叶植物重要值稳步增加和马尾松等针叶植物重要值逐渐降低的变化规律，和同处中亚热带的天童山常绿针叶林在过去 30 年的动态变化相似（吴洋洋等，2014）。另一方面，亚乔木层和灌木层物种在群落演替中也非常重要（张炜琪等，2016），5 年的调查发现，东白山样地内亚乔木层和灌木层中马尾松的个体数量越来越少，木荷、石栎、隔药柃等常绿物种却储备充足，林下更新整体良好。可以预见，喜光的先锋树种马尾松等正在逐渐失去原有的优势地位，次生针阔混交林将逐渐演替为以木荷等常绿阔叶成分为优势种的常绿阔叶林（熊能等，2010）。

2013—2018 年间，大、中径级存活个体比例在逐渐增加，小径级个体比例在逐渐下降，平均胸径增值达 1.42 cm，说明植物群落总体更新良好。另一方面，死亡个体的径级结构总体呈倒“J”型，随着 DBH 增大，死亡个体数量逐渐减少，死亡个体主要分布于小径级（占死亡总数的 63.72%），这与以往的相关研究类同（Chao et al., 2008）。这可能是由于小径级个体数量较多、密度较大，密度制约效应更容易导致个体死亡（Zhu et al., 2015），同时小径级植株在阳光、营养等资源竞争中处于弱势，容易受到病虫害的影响等有关（Guarin & Taylor, 2005；Coomes et al., 2010）；此外，原有的部分小径级植株逐渐变成了中径级植株，加上较低的年均补员率和相对较高的年均死亡率，可能也是小径级植株死亡率较高的原因之一。其它方面，大径级个体数量虽然较少，但在群落中的综合竞争力比较强，植株生长较为稳定，抵抗环境压力的能力较强，个体死亡数量较少。中径级树木在群落内的竞争力介于大径级和小径级树木之间，死亡数量处于中间水平（Smith & Shortle, 2003；Hopkin et al., 2003）。

综上所述，2013—2018 年间，东白山次生针阔混交林的群落组成和结构总体发生了较为显著的动态变化，群落处于次生针阔混交林向常绿阔叶林快速演替阶段。表明在制定保护措施时应更多地关注次生针阔混交林，经营管理时应减少人为干预，采取封山育林为主的保护措施；另一方面，造成群落物种组成和结构动态发生显著变化的主要原因还需要更长期的定位监测，并结合生物因素、气候变化等环境因素进行综合分析。

致谢　感谢赖正标、何土保、姜兴福、陈伯祥、周国夫师傅以及浙江师范大学钱长生、焦新、吴丽莹、程成等同学在样地调查中给予的帮助。样地建设和复查得到了浙江大学于明坚教授的指导，特此致谢！

参考文献：

ANDERSON KJ, DAVIES SJ, BENNETT AC, et al., 2015. CTFS-Forest GEO: A worldwide network monitoring forests in an era of global change[J]. Glob Change Biol, 21(2): 528-549.

AYYAPPAN N, PARTHASARATHY N, 2004. Short-term changes in tree populations in a tropical evergreen forest at Varagalaiar, Westerm Ghats, India[J]. Biodivers Conserv, 13(10): 1843-1851.

CHAO KJ, PHILLIPS OL, GLOOR E, et al., 2008. Growth and wood density predict tree

ChinaXiv合作期刊

mortality in Amazon forests[J]. J Ecol, 96(2), 281-292.

CHEN JL, FANG X, GU X, et al., 2019. Composition, structure, and floristic characteristics of two forest communities in the central-subtropical China[J]. Sci Silv Sin, 55(2): 159-172. [陈金磊，方晰，辜翔，等，2019. 中亚热带 2 种森林群落组成、结构及区系特征[J]. 林业科学，55(2)：159-172.]

CHEN L, WANG YQ, MI XC, et al., 2019. Neighborhood effects explain increasing asynchronous seedling survival in a subtropical forest[J]. Ecology, 100(11): e02821.

COMITA LS, MULLER-LANDAU HC, AGUILAR S, et al., 2010. Asymmetric density dependence shapes species abundances in a tropical tree community[J]. Science, 329(5989): 330-332.

CONDIT R, ASHTON PS, MANOKARAN N, et al., 1999. Dynamics of the forest communities at Pasoh and Barro Colorado: Comparing two 50-ha plots[J]. Philos T R Soc B, 354(1391): 1739-1748.

CONDIT R, HUBBELL SP, FOSTER RB, 1992. Short-term dynamics of a neotropical forest[J]. Biol Sci, 42(11): 822-828.

COOMES DA, DUNCAN RP, ALLEN RB, et al., 2010. Disturbances prevent stem size-density distributions in natural forests from following scaling relationships[J]. Ecol Lett, 6(11): 980-989.

DING H, XU H, XU XJ, et al., 2018. Community dynamics of arbor layer in the *Castanopsis eyrei* evergreen broadleaved forest in the Wuyi Mountains, Fujian Province, southeastern China in 2011-2016[J]. Acta Ecol Sin, 38(20): 7391-7399. [丁晖，徐辉，徐鲜钧，等，2018. 2011-2016 年武夷山甜槠常绿阔叶林乔木层群落动态[J]. 生态学报，38(20)：7391-7399.]

DING H, YANG YF, XU HG, et al., 2015. Species composition and community structure of the typical evergreen broadleaved forest in the Wuyi Mountains of Southeastern China[J]. Acta Ecol Sin, 35(4): 1142-1154. [丁晖，杨云方，徐海根，等，2015. 武夷山典型常绿阔叶林物种组成与群落结构[J]. 生态学报，35(4)：1142-1154.]

DING WY, WENG DM, JIN Y, et al., 2014. Density-dependent effects on dominant tree survival in an *Fagus hayatae* community located at Qingliangfeng National Nature Reserve[J]. J Zhejiang Univ (Sci Ed), 41(5): 583-592. [丁文勇，翁东明，金毅，等，2014. 清凉峰自然保护区台湾水青冈群落优势种群密度制约效应分析[J]. 浙江大学学报(理学版)，41(5)：583-592.]

FARDUSI MJ, CASTALDI C, CHIANUCCI F, et al., 2018. A spatiotemporal dataset of forest mensuration for the analysis of tree species structure and diversity in semi-natural mixed floodplain forests[J]. Ann For Sci, 75(1): 11-15.

FEELEY KJ, DAVIES SJ, PEREZ R, et al., 2011. Directional changes in the species composition of a tropical forest[J]. Ecology, 92(4): 871-882.

GE JL, XIONG GM, DENG LQ, et al., 2012. Community dynamics of a montane *Fagus engleriana-Cyclobalanopsis multiervis* mixed forest in Shennongjia, Hubei, China[J]. Biodivers Sci, 20(6): 643-653. [葛结林，熊高明，邓龙强，等，2012. 湖北神农架山地米心水青冈-多脉青冈混交林的群落动态[J]. 生物多样性，20(6)：643-653.]

GUARIN A, TAYLOR AH, 2005. Drought triggered tree mortality in mixed conifer forests in Yosemite National Park, California, USA[J]. For Ecol Manag, 218(1-3): 229-244.

HE F, LEGENDRE P, LAFRANKIE JV, 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest[J]. J Veg Sci, 8(1): 105-114.

chinaXiv:202106.00024v1

HOPKIN A, WILLIAMS T, SAJAN R, et al., 2001. Ice storm damage to eastern Ontario forests: 1998-2001[J]. For Chron, 79(1): 47-53.

HU YH, CAO M, LIN LX, 2010. Dynamics of tree species composition and community structure of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China[J]. Acta Ecol Sin, 30(4): 949-957. [胡跃华，曹敏，林露湘，2010. 西双版纳热带季节雨林的树种组成和群落结构动态[J]. 生态学报，30(4)：949-957.]

HU ZH, YU MJ, SUO FX, et al., 2008. Species diversity characteristics of coniferous broad-leaved forest in Gutian Mountain National Nature Reserve, Zhejiang Province[J]. Ecol and Environ Sci, 17(5): 1961-1964. [胡正华，于明坚，索福喜，等，2008. 古田山国家自然保护区针阔叶混交林植物物种多样性特征[J]. 生态环境，17(5)：1961-1964.]

HUBELL SP, FOSTER RB, 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation[C]. Conservation Biology: Science of Scarcity and Diversity. Sunderland: Sinauer Press: 205-231.

JIN Y, CHEN JH, MI XC, et al., 2015. Impacts of the 2008 ice storm on structure and composition of an evergreen broad-leaved forest community in eastern China[J]. Biodivers Sci, 23(5): 610-618. [金毅，陈建华，米湘成，等，2015. 古田山 24 ha 森林动态监测样地常绿阔叶林群落结构和组成动态：探讨 2008 年冰雪灾害的影响[J]. 生物多样性，23(5)：610-618.]

LEVESQUE M, MCLAREN KP, MCDONALD MA, 2011. Recovery and dynamics of a primary tropical dry forest in Jamaica, 10 years after human disturbance[J]. For Ecol Manag, 262(5): 817-826.

LI J, LI XY, CAO J, et al., 2020. Community structure and dynamics of secondary coniferous and broad-leaved mixed forest in Changbai Mountains[J]. Acta Ecol Sin, 40(4): 1195-1206. [李建，李晓宇，曹静，等，2020. 长白山次生针阔混交林群落结构特征及群落动态[J]. 生态学报，40(4)：1195-1206.]

LIU LB, NI J, ZHONG QL, et al., 2018. High mortality and low net change in live woody biomass of karst evergreen and deciduous broad-leaved mixed forest in southwestern China[J]. Forests, 9(5): 263.

LU MZ, DU H, SONG TQ, et al., 2021. Effects of density dependence in an evergreen-deciduous broadleaf karst forest in Southwest China[J]. For Ecol Manag, 490: 119142.

MA KP, LIU YM, 1994. Measurement of biotic community diversity VI: the statistical aspects of diversity measures[J]. Biodivers Sci, 2(4): 231-239. [马克平，刘玉明，1994. 生物群落多样性的测度方法 I：α 多样性的测度方法（下）[J]. 生物多样性，2(4)：231-239.]

MA KP, 2008. Large scale permanent plots: important platform for long term research on biodiversity in forest ecosystem[J]. Chin J Plant Ecol, 32(2): 237. [马克平，2008. 大型固定样地：森林生物多样性定位研究的平台[J]. 植物生态学报，32(2)：237.]

MIURA M, TOHRU M, NAOYUKI N, et al., 2001. Forest canopy and community dynamics in a temperate old−growth evergreen broad-leaved Forest, south-western Japan: A 7-year study of a 4-ha plot[J]. J Ecol, 89 (5): 841–849.

MORI SA, BOOM BM, CARYALINO AM, et al., 1983. Ecological importance of Myrtaceae in an Eastern Brazilian wet forest[J]. Bioropica, 15(1): 68-70.

REES M, CONDIT R, CRAWLEY M, et al., 2001. Long-term studies of vegetation dynamics[J]. Science, 293(5530): 650–655.

REN QL, CHEN GL, GUO WH, 2007. Zhuji Dongbaishan Nature Reserve — A wonderful flower in central Zhejiang[J]. Zhejiang For, 14(1): 37. [任钦良，陈国良，郭维华，2007. 诸暨东白山

chinaXiv:202106.00024v1

自然保护区—浙中的一朵奇葩[J]. 浙江林业，14(1)：37.]
SMITH KT, SHORTLE WC, 2003. Radial growth of hardwoods following the 1998 ice storm in New Hampshire and Maine[J]. Can J For Res, 33(2): 325-329.
SONG QF, WANG B, NIU X, et al., 2020. The characteristic of species composition and community structure of low-altitude evergreen broad-leaved forest in Dagang Mountain, Jiangxi Province[J]. Chin J Ecol, 39(2): 384-393. [宋庆丰，王兵，牛香，等，2020. 江西大岗山低海拔常绿阔叶林物种组成与群落结构特征[J]. 生态学杂志，39(2)：384-393.]
SUN SS, JIN GL, YANG HB, et al., 2008. Basic survey and present situation evaluation in Donbai Mountain Nature Reserve[J]. Anhui Agric Sci Bull, 14(18): 142-146. [孙善松，金国龙，杨海炳，等，2008. 东白山自然保护区基本概况及现状评价[J]. 安徽农学通报，14(18)：142-146.]
WANG BX, 1987. Phytocoenology[M]. Beijing: Higher Education Press. [王伯荪，1987. 植物群落学[M]. 北京：高等教育出版社.]
WANG YH, MI XC, CHEN SW, et al., 2011. Regeneration dynamics of major tree species during 2002-2007 in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Gutianshan National Nature Reserve in East China[J]. Biodivers Sci, 19(2): 178-189. [汪殷华，米湘成，陈声文，等，2011. 古田山常绿阔叶林主要树种 2002-2007 年间更新动态[J]. 生物多样性，19(2)：178-189.]
WANG YQ, CADOTTE MW, CHEN JH, et al., 2020. Neighborhood interactions on seedling survival were greatly altered following an extreme winter storm[J]. For Ecol Manag, 461: 117940.
WANG YQ, TIAN L, ZHONG L, et al., 2015. Community structure and species diversity of *Schima superba-Pinus massoniana* communities in Dongbaishan Nature Reserve[J]. J Zhejiang Univ (Sci Ed), 42(1): 38-46. [王云泉，田磊，仲磊，等，2015. 东白山自然保护区木荷-马尾松群落结构及物种多样性分析[J]. 浙江大学学报(理学版)，42(1)：38-46.]
WU YY, GUO CZ, NI J, 2014. Dynamics of major forest vegetations in Tiantong National Forest Park during the last 30 years[J]. Chin J Appl Ecol, 25(6): 1547-1554. [吴洋洋，郭纯子，倪健，2014. 天童国家森林公园主要森林植被过去 30 年的动态变化[J]. 应用生态学报，25(6)：1547-1554.]
WU ZY, 1980. Vegetation of China[M]. Beijing: Science Press: 146. [吴征镒，1980. 中国植被[M]. 北京：科学出版社：146.]
XIONG N, JIN ZX, GU JJ, et al., 2010. Population structure and distribution pattern of dominant tree species in a secondary forest on Laoshan island of Qiandao Lake Region[J]. Chin J Ecol, 29(5): 847-854. [熊能，金则新，顾婧婧，等，2010. 千岛湖次生林优势种种群结构与分布格局[J]. 生态学杂志，29(5)：847-854.]
YOU SX, ZHANG C, KU WP, et al., 2016. Community dynamics of arbor layer in the mixed evergreen and deciduous broad-leaved forests during 1996-2012 in Tianmu Mountain[J]. Sci Silv Sin, 10 (52): 1-9. [游诗雪，张超，库伟鹏，等，2016. 1996-2012 天目山常绿落叶阔叶混交林乔木层群落动态[J]. 林业科学，10 (52)：1-9.]
YUAN JF, HU RY, SHEN JH, et al., 2011. Comparison of Species composition and diversity of four successional forest communities in Zhejiang Province, East China[J]. Bull Bot Res, 31(1): 61-66. [袁金凤，胡仁勇，慎佳泓，等，2011. 4 种不同演替阶段森林群落物种组成和多样性的比较研究[J]. 植物研究，31(1)：61-66.]
ZHANG WJ, CHEN H, LIN WJ, et al., 2016. Analysis on community diversity in coniferous-broadleaved mixed forests in Wuyi Mountain[J]. J For Environ, 36(2): 136-140. [张炜琪，陈辉，林文俊，等，2016. 武夷山针阔混交林的群落多样性[J]. 森林与环境学报，

chinaXiv:202106.00024v1

ChinaXiv合作期刊

36(2)：136-140.]

ZHU JJ, 2002. A review on fundamental studies of secondary forest management[J]. Chin J Appl Ecol, 13(12): 1689-1694. [朱教君，2002. 次生林经营基础研究进展[J]. 应用生态学报，3(12)：1689-1694.]

ZHU Y, COMITA LS, HUBELL SP, et al., 2015. Conspecific and phylogenetic density-dependent survival differs across life stages in a tropical forest[J]. J Ecol, 103(4): 957-966.

ZHU Y, MI XC, REN HB, et al., 2009. Density dependence is prevalent in a heterogeneous subtropical forest[J]. Oikos, 119(1): 109-119

ZHU Y, ZHAO GF, ZHANG LW, et al., 2008. Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest, East China[J]. Chin J Plant Ecol, 32(2): 262-273. [祝燕，赵谷风，张俪文，等，2008. 古田山中亚热带常绿阔叶林动态监测样地—群落组成与结构[J]. 植物生态学报，32(2)：262-273.]

ZUO S, ZHOU GY, ZHANG QM, et al., 2018. Long-term (1992-2015) dynamics of community composition and structure in a monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Biosphere Reserve[J]. Chin J Plant Ecol, 42(4): 442-452. [邹顺，周国逸，张倩媚，等，2018. 1992-2015 年鼎湖山季风常绿阔叶林群落结构动态[J]. 植物生态学报，42(4)：442-452.]

chinaXiv:202106.00024v1